

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Matyáš Patlevič

Vznik a evoluce křídel u hmyzu

Origin and evolution of insect wings

Bakalářská práce

Školitel: **RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.**

Praha, 2014

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 8. 2014

Podpis

Abstrakt

Hmyz je nejdiversifikovanější skupinou živočichů na světě, představuje více než polovinu všech eukaryotických druhů. Jeho rozsáhlá adaptivní radiace je nejčastěji spojována se vznikem křídel a aktivního letu. Vzhledem k absenci přechodových forem ve fosilním záznamu není možné tyto procesy studovat přímo, ale pouze teoreticky. Na vznik křídel je v této práci nahlíženo dvěma pohledy – z evolučního hlediska, kdy jsou středem zájmu působící selekční tlaky a evoluční výhody nositelů primordiálních křídel, a z morfologického hlediska, kdy jsou objektem studia struktury, z nichž křídlo vzniklo, a vývojové mechanismy tuto událost umožňující. Tato práce obsahuje přehled relevantních teorií týkajících se popisu této události jak z hlediska morfologického, tak z hlediska evolučního.

Klíčová slova

Insecta; Pterygota; Palaeoptera; Neoptera; evoluce; křídlo hmyzu; aktivní let

Abstract

Insecta is the most diversified animal group, which comprises more than a half of eukaryotic species. Its massive adaptive radiation is most frequently attributed to an origin of insect's wings and flapping flight. Due to lack of transitional forms in fossil record it is impossible to study directly these procedures but only in a theoretical approach only. In this thesis the origin of insect wings is considered in two ways – in evolutionary way, when the points of interest are selection pressures and evolutionary advantages for insects with proto-wings, and a morphological way, when objects of study are structures that preceded wings and developmental modules allowing this event. The present thesis contains review of relevant published hypothesis dealing with evolutionary and morphological origin of insect wings.

Key Words

Insecta; Pterygota; Palaeoptera; Neoptera; evolution; insect wing; flapping flight

Obsah

1	ÚVOD.....	5
2	EVOLUČNÍ HYPOTÉZY	6
2.1	HYPOTÉZA POHYBU PO VODNÍ HLADINĚ.....	6
2.2	AERODYNAMICKÉ TEORIE	10
2.2.1	<i>Teorie o přechodu z vody do vzduchu</i>	<i>10</i>
2.2.2	<i>Teorie plachtění a zpomalovaného pádu.....</i>	<i>11</i>
2.2.3	<i>Teorie vzdušného planktonu</i>	<i>12</i>
2.3	TERMOREGULAČNÍ TEORIE	12
2.4	TEORIE EPIGAMNÍHO CHOVÁNÍ	14
3	MORFOLOGICKÉ HYPOTÉZY.....	15
3.1	PŮVOD Z TRACHEÁLNÍCH ŽABER	16
3.2	PARANOTÁLNÍ TEORIE.....	17
3.3	TEORIE O PŮVODU Z EPICOXÁLNÍHO EXITU.....	19
3.4	FÚZNÍ TEORIE	22
4	ZÁVĚR.....	23
5	PODĚKOVÁNÍ.....	24
6	LITERATURA.....	24

1 Úvod

Hmyz je jednou z nejdůležitějších skupin živočichů. V současnosti obývá všechny kontinenty (Quate 1962) a jeho role v ekosystémech je zcela zásadní. Bývá často spojován s radiací krytosemenných rostlin (Regal 1977; Crepet 1979), čímž umožnil vznik ekosystémů tak, jak je známe dnes.

Aby toto jedna skupina dokázala, musí se jednat o velmi diversifikovaný taxon s velkým množstvím biomasy. V tomto ohledu hmyz rozhodně nezaostává, počet jeho druhů je odhadován na 2,5 až 10 milionů (Grimaldi a Engel 2005). K tomu jim z velké části dopomáhají dvě adaptace – chitínový exoskelet umožňující přežít v nejrůznějších prostředích s ohromnou plasticitou pro tvorbu evolučních novinek, a velký evoluční vynález – křídla, ta pomohla hmyzu kolonizovat nové niky, stát se rychlým predátorem útočícím shora a stejně tak dobře jiným predátorům utéct. Křídla ovšem zdaleka neslouží pouze k létání, pomáhají také k lákání partnera, k regulaci tělesné teploty, ke krypsí, mimezi a obraně (Grimaldi a Engel 2005; Engel a kol. 2013). Aktivní let je dalekosáhlá evoluční adaptace a byl to právě hmyz, který poprvé začal létat, a měl tak vzdušný prostor na celých 90 milionů let jen pro sebe (Engel a Grimaldi 2004). Aktivní let vznikl v historii živočichů ještě třikrát zcela nezávisle na sobě, je proto důležité pokoušet se objasnit okolnosti provázející vznik tohoto fenoménu.

Nejstarší fosilní doklady okřídleného hmyzu pocházejí ze spodního karbonu, z doby před 324 miliony let (Prokop a kol. 2005), ovšem jde již o plně vyvinuté křídlo schopné propůjčit svému nositeli schopnost létat. Je tedy jisté, že vznik křídel se odehrál mnoho milionů let před datováním této fosilie. Existují nálezy popsané jako zástupci skupiny křídlatých (Pterygota) už z doby před přibližně 400 miliony let (jde o pár mandibul a několik dalších struktur), které ovšem nejsou jednoznačně interpretovatelné (Engel a Grimaldi 2004). Další důležitou fosilií je *Strudiella devonica* (Garrouste a kol. 2012). Jedná se o kompletní exemplář popsaný jako larvální instar křídlatého hmyzu (Garrouste a kol. 2012), který je ovšem poměrně špatně zachovalý, a proto těžko interpretovatelný - Hornschemeyer a kol. (2013) jsou přesvědčeni o tom, že fosilie může představovat korýše, nebo jiného členovce. To podkládají morfologickými znaky na tykadlech, hlavě (údajná absence složených očí a velkých mandibul orthopteroidního typu) a končetinách. Tyto znaky jsou ale podle Garrousteho a kol. (2013)

jasně přítomny, nebo v případě mírně odlišné stavby tykadel nesvědčí o postavení jedince mimo taxon Hexapoda.

Z důvodů absence fosilního záznamu přechodových forem mezi bezkřídłym a křídlatým hmyzem (Engel a kol. 2013) není možné zkoumat vývoj křidel přímo, ale pouze nepřímo – na bazálních skupinách křídlatého hmyzu (Pterygota) nebo na modelech. Tímto způsobem ale zřejmě nikdy nedosáhneme jednoznačného potvrzení jakékoli teorie.

Hypotézy týkající se vzniku hmyzích křidel můžeme rozdělit do dvou tematických celků. První skupina teorií popisuje evoluční okolnosti a selekční tlaky synergicky působící na prekursorů křidel a následně na malá nedokonalá křídla tak, aby mohlo docházet k jejich gradualistickému zvětšování až do podoby, kdy bude takové přívěsky možné použít k aktivnímu letu (dále označované jako „evoluční hypotézy“). Druhá skupina pak popisuje morfologické struktury, ze kterých se křídla vyvinula, a vývojové a genetické mechanismy tuto událost umožňující (dále označované jako „morfologické hypotézy“).

Cílem této práce je shrnout dosud publikované, relevantní hypotézy o vzniku a evoluci hmyzích křidel, přehledně je utřídit a popsat vztahy mezi nimi.

2 Evoluční hypotézy

Při pokusech o popis gradualistické evoluce křídla vyvstává jeden problém – částečně vyvinuté křídlo není možné použít k plnohodnotnému letu, je tedy zapotřebí popsat jiný způsob, jakým budou nedokonalá křídla svému nositeli ku prospěchu (tedy zvyšovat jeho biologickou zdatnost) a to již od nepatrných výběžků až po plně funkční křídlo.

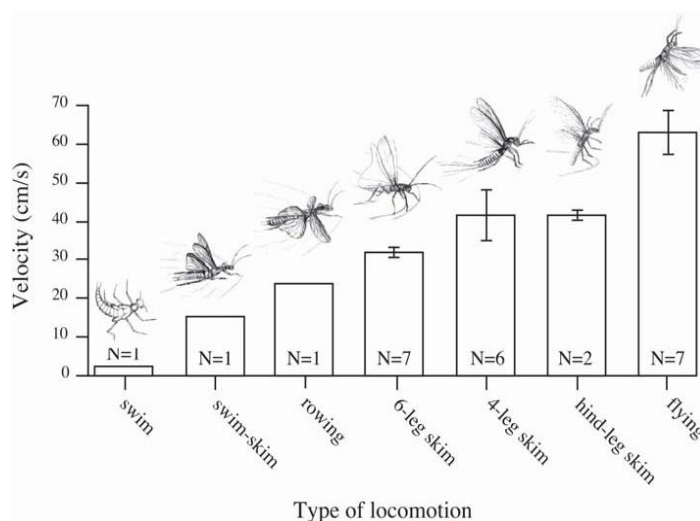
Při hledání odpovědí na otázky týkající se raného vývoje křidel se lze ubírat několika směry. Jedním z nich je vysvětlení funkce primordiálních křidel jakožto aerodynamického aparátu sloužícího buď ke stabilizaci a nasměrování pádu, či cíleného skoku sloužícího k útěku před predátorem, nebo k pohybu jedince po vodní hladině. Další možný směr se ubírá cestou fyziologické regulace vnitřních pochodů – udržení nebo zvýšení vnitřní teploty. Za zmínku jistě stojí i teorie přikládající křídly v počátcích vývinu funkci při pohlavním výběru.

2.1 Hypotéza pohybu po vodní hladině

Jedním ze zajímavých řešení problému evolučních tlaků v rané fázi vývoje křídla je teorie Jamese Mardena a Melissy Kramer popisující vznik letu u hmyzu využívajícího primordiální

křídla k vodorovnému pohybu po vodní hladině, a to za stálého kontaktu alespoň některých končetin s vodou. Takto lze vyloučit potřebu úplné aerodynamické podpory těla křídly, protože hmotnost je stále nesena končetinami. Základním principem teorie je skutečnost, že i při malém zvětšení plochy křídla dochází ke znatelnému zvýšení rychlosti pohybu po vodní hladině, a vzniká tak selekční tlak na zvětšování malých křídel a tím i jejich tahu (Marden a Kramer 1994).

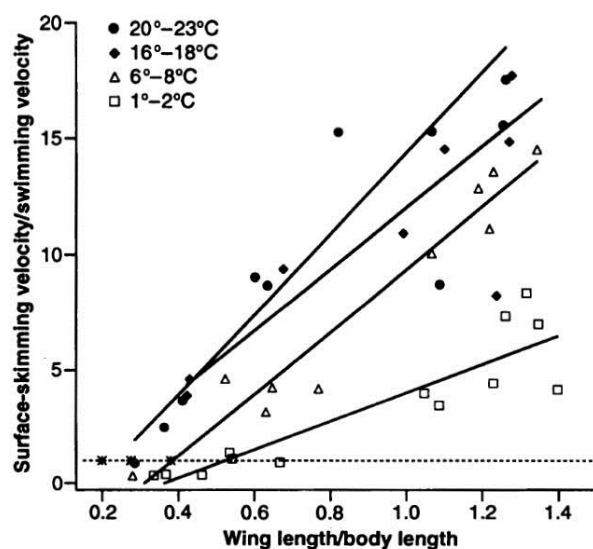
Teorie byla zpracována na základě pozorování dospělců řádu Plecoptera (pošvatky) a subimág řádu Ephemeroptera (jepice), později bylo toto chování pozorováno i u řádu Odonata (vážky), konkrétně u motýlic (Marden a Kramer 1994; Samways 1996). Jedinci náležící k těmto skupinám i dnes používají k pohybu po vodní hladině křídla, přičemž udržují stálý kontakt s vodní hladinou alespoň některého páru kráčivých končetin. Bylo pozorováno několik typů pohybu po



Obr. 1 – Závislost průměrné rychlosti pošvatek na typu pohybu (zleva doprava: plavání, plavání kombinované s máváním křídel, veslování, klouzání s šesti nohama na hladině, klouzání se čtyřma nohama na hladině, klouzání se zadními nohama na hladině a létání). Na ose y je rychlost v cm/s. Velké N značí počet druhů, u kterých byl daný typ pohybu pozorován. (Marden 2003)

vodní hladině: plavání pomocí laterálních pohybů abdomenu doprovázených máváním křídel, veslování, klouzání za stálého kontaktu všech, dvou zadních párů nebo pouze zadního páru kráčivých končetin a „plachtění“ (tedy pohyb využívající křídel jako plachet). Imága druhu *Tasmoperla thalia* Newman, 1839 využívají k pohybu nejdříve zmiňovaný styl, tedy plavání kombinované s máváním křídel – ventrum abdomenu je ponořené ve vodě a svým oscilačním laterálním pohybem vytváří přídatnou sílu působící na hmyz směrem vpřed. Při veslování, které bylo pozorováno u jedinců druhu *Diamphipnopsis samali* Illies, 1960, je jedinec v kontaktu s vodní hladinou všemi kráčivými končetinami a částečně i křídly. Křídla se při dolní úvrati velkou plochou dotýkají vodní hladiny, čímž ve spojení s antero-posteriorním pohybem umožňují jedinci dopředný pohyb. To je výše označeno jako veslování. Klouzáním je myšlen typ pohybu po vodní ploše, kdy křídla svým pohybem vytvářejí tah pouze vodorovným směrem a nenesou hmotnost těla jedince. Kontakt křídel s vodou je omezen a ve

spojení s větší amplitudou mávání umožňuje hmyzu dosáhnout většího tahu křídel a tím i vyšší rychlosti pohybu oproti veslujícím jedincům (Lehmann a Dickinson 1997; Marden 2003). Tento způsob pohybu je možné rozdělit do menších podskupin, podle počtu končetin v kontaktu s vodní hladinou (tři páry, dva zadní páry, nebo pouze zadní pár), přičemž s klesajícím kontaktem s vodou roste rychlost pohybu (Obr. 1). Tato skutečnost se nabízí jako možná evoluční cesta pro hmyz pohybující se po vodní hladině k aktivnímu letu (Marden 2003). Zároveň bylo experimentálně prokázáno, že rychlost pohybu po hladině kontinuálně roste se vzrůstající plochou křídla a relativní délkou křídla (Obr. 2). Jednou z metod ověřování bylo i přistřihávání křídel dospělců a následné měření jejich rychlosti (Marden a Kramer 1994). Pro samotnou teorii tedy to, že klouzání po vodní hladině je původním znakem v rámci skupiny Pterygota, mimo jiné mluví i postavení řádu Plecoptera na bázi Neoptera, to je ovšem poněkud nestabilní v závislosti na dané analýze (Whiting a kol. 1997; Kjer 2004; Regier a kol. 2004; Terry a Whiting 2005; Trautwein a kol. 2012). U dnešních druhů pohybujících se tímto způsobem se na křídlech vyskytují drobné hydrofobní sítě chránící křídlo před smáčením vodou (tak by bylo znemožněno křídlo použít k pohybu), a nabízí se tak hledání těchto sít na fosiliích prvních letců. Pokud by takové fosilní záznamy byly objeveny, jednalo by se o silnou podporu této teorie (Marden a Kramer 1994). Marden také tvrdí, že kompresní fosilie hmyzu z období před 308-314 miliony let je stopou po jedinci využívajícím ke svému pohybu klouzání po vodní hladině, dokládá to stopami po křídlech, absencí stop vedoucích k fosilii a morfologickou podobností s dnešním řádem Plecoptera (Marden 2013a, 2013b). Tutéž fosilii ovšem lze interpretovat jako letu schopného jedince (konkrétně zástupce řádu Ephemeroptera), a není tak zcela jasné, jaký typ pohybu jedinec používal (Knecht a kol. 2011; Benner a kol. 2013). Je možné předpokládat, že jelikož u obratlovců nikdy nedošlo k vývoji křídla schopného mávání



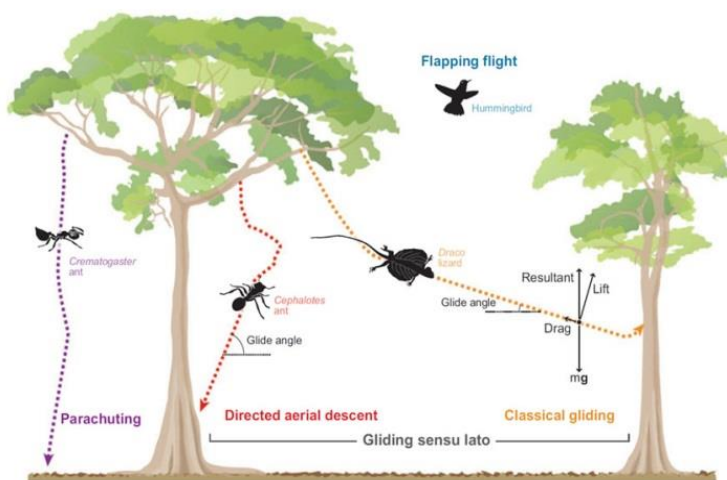
Obr. 2 – Závislost podílu rychlosti pohybu po hladině a rychlosti plavání na relativní délce křídel při různých teplotách. Vodorovná linie je v oblasti, kdy rychlost klouzání překročí rychlost plavání, tedy oblast kde by selekce měla začít upřednostňovat zvětšování primordiálních křídel. Křížky podél této linie ukazují relativní velikost křídel paleozoických fosilních nymf plecopteroidů, ephemeropteroidů a hemipteroidů. (Marden a Kramer 1994)

z pevně srostlých struktur, ale vždy z již velmi sofistikovaně kloubně spojených končetin, tak k tomu nedošlo ani u hmyzu. Tedy křídlo pravděpodobně vzniklo z preadaptovaných artikulovaných struktur schopných aktivního pohybu (Kukalová-Peck 1978). To je v souladu s touto teorií, jelikož ta předpokládá artikulovaná primordiální křídla již od samého začátku.

Jedna z kritik tvrdí, že klouzavý pohyb po hladině u řádů Ephemeroptera a Plecoptera nemůže být považován za homologii, ale naopak za analogii, a není tak možné, aby se jednalo o původní chování u předků dnešní skupiny Pterygota (Will a kol. 1995). Minimálně v rámci řádu Plecoptera však jde o původní stav (Marden a kol. 2000). Podle Michaela Engela a kol. (2013) neexistují dostatečně silné a nesporné důkazy potvrzující původ prvních letců ve vodním prostředí a v této otázce tedy stále neexistuje jednoznačná odpověď. Alexander Rasnitsyn (2003) poskytuje rozsáhlou kritiku této teorie. Mezi hlavní body patří: 1) První letci ve fosilním záznamu byli příliš velcí pro život na vodní hladině. Povrchové napětí vody by nestačilo na jejich podporu. 2) Přechod z vody do vzdušného epipleustonu by vyžadoval okamžitou evoluční a vývojovou změnu v semiakvatického živočicha s hydrofobním povrchem těla. 3) Epipodit, ač dobře pohyblivý, sloužil k dýchání a ne k pohybu a musel by tedy projít značnou preadaptací aby tuto funkci mohl vykonávat. 4) Na tehdejším epipleustonu nebylo mnoho věcí, které by hmyz lákaly. Mohlo to být snad místo pro páření, nebo cesta k vodním rostlinám a tedy potravě. To je však snáze dosažitelné pomocí chůze po vodě (tedy pohybu po vodní hladině, kdy je využíváno výhradně kráčivých končetin). Také v tomto prostředí hrozí nebezpečí za strany vodních predátorů. K tomu lze dodat, že první fosílie skupiny Pterygota jsou již plně vyvinutí letci, a není známo, jak vypadali či jak byli velcí jejich předchůdci. Co se přechodu funkce epipoditu týče – je možné do těchto prvních fází dosadit jinou evoluční hypotézu, například mohla primordiální křídla sloužit k pohlavnímu chování (kapitola 2.4).

2.2 Aerodynamické teorie

Aerodynamické teorie jsou jedněmi z nejstarších evolučních hypotéz. Popisují selekční tlaky působící při pohybu ve vzduchu, v prvních fázích tedy při pádu, skoku, nebo unášení větrem. Společným znakem těchto teorií je, že popisují vývojové scénáře a adaptace, které měly průkopníkům letu z řad hmyzu zvýšit biologickou zdatnost zlepšením schopnosti pohybu vzdušnými masami. Mezi hlavní druhy navrhovaného pohybu patří: přežití nechtěného pádu, přežití úmyslného pádu jakožto formy útěku před predátorem, navedení pádu na vhodné místo, unášení větrem za účelem disperze po okolí a skoky z vody podobné těm, které se vyskytují u dnešních „létajících ryb“ (Crampton 1916; Forbes 1943) (Obr. 3). V současnosti se mimo ryby a hlavonožce vyskytují různé formy plachtění jen u druhů žijících v arboreálních ekosystémech, je tedy velmi pravděpodobné, že se tato schopnost vyvinula tamtéž (Dudley a kol. 2007).



Obr. 3 – Čtyři základní typy kontrolovaného pohybu vzduchem: brzděný pád (fialově), kontrolovaný pád (červeně), plachtění (žlutě) a aktivní let (modře). (Dudley et al. 2007)

2.2.1 Teorie o přechodu z vody do vzduchu

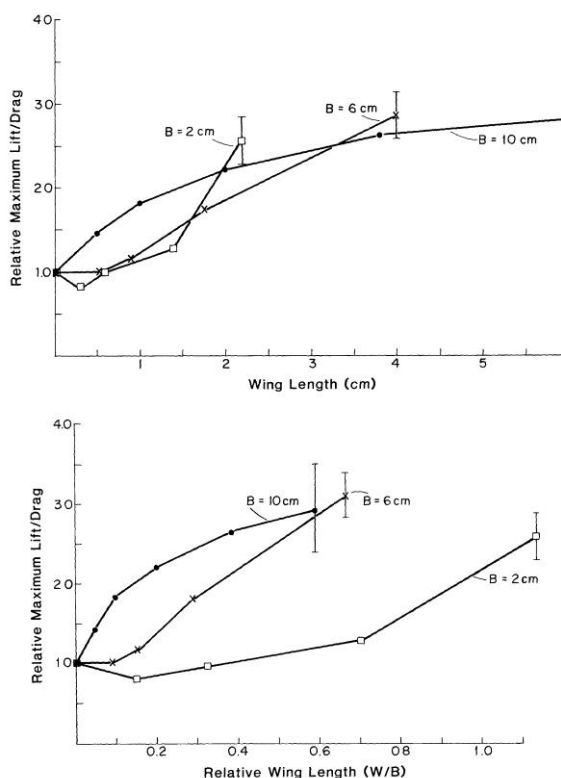
Teorie pro přechod z vodního prostředí do vzduchu (tedy teorie „létající ryby“) je dílem Lorenze Okena (1809) a byla popsána jako způsob využití tracheálních žaber pro vzdušnou lokomoci. Naráží ovšem na značný problém, kterým je malá hmotnost hmyzu, a tím pádem neschopnost prorazit s větší účinností vodní blánu, jako to dělají některé druhy ryb. Je tedy nutné najít jinou cestu na souš – například lezením po vegetaci nebo kamení (Alexander a Brown 1963). Pak je ovšem třeba objasnit další selekční tlak působící na zvětšování plochy primordiálních křídel. Jedním z možných řešení může být nedávná teorie o pohybu po vodní hladině (kapitola 2.1). Stále však pokračuje diskuze ohledně původu předků skupiny Pterygota – nepanuje jasná shoda, jestli se let vyvinul ve vodním, nebo v terestrickém prostředí (Kukalova-Peck 1978; Thomas a kol. 2000; Yanoviak a kol. 2009).

2.2.2 Teorie plachtění a zpomalovaného pádu

Teorie je úzce spjata s paranotální teorií (kapitola 3.2) a má i stejného autora (Müller 1873). Její základní myšlenka spočívá v představě zvyšování biologické zdatnosti zpomalením pádu (úmyslného či neúmyslného) z vyvýšeného místa (nejspíše vegetace) a později zdokonalení schopnosti ovládání pádu, což by v konečném důsledku mělo vést k aktivnímu letu.

Plachtění se u recentních živočichů (nejen hmyzu) skutečně vyskytuje poměrně často a je využíváno jako cesta pro omezení energetického výdeje během aktivního letu, nebo jako jediná, také energeticky nenáročná forma disperze po okolí u živočichů neschopných aktivního letu (Kukalová-Peck 1978; Dudley a kol. 2007). Považovat tuto strategii jako předchůdce aktivního letu se proto přímo nabízí. Bylo zjištěno, že stromové chvostnatky (Archeognatha) dokáží využívat techniku řízeného pádu, tedy aktivně kontrolovat

místo dopadu a pozici těla. Naproti tomu zástupci z řad chvostnatek a rybenek (Zygentoma) žijících v podrostu tohoto chování schopni nebyli. Existuje tedy selekční tlak na druhy žijící ve větších výškách působící ve prospěch vzniku některé formy plachtění. Studie ovšem zjišťovala vliv na schopnost plachtit především u abdominálních přívěšků a tykadel, předpokládá tedy, že pomocné struktury schopné usnadnit manévrování (tedy hypotetická primordiální křídla) musela být pohyblivá. Tak lze vysvětlit možný selekční tlak na jejich rozvoj (Yanoviak a kol. 2009), ukázalo se totiž, že nepohyblivé hrudní přívěsky nedosahující jednoho centimetru nemají příliš velký vliv na zlepšení aerodynamických vlastností mimo hmyz velikosti kolem deseti centimetrů (Obr. 4) (Kingslover a Koehl 1985). Podle Jarmily Kukalové-Peck (2008) je plachtění konečnou adaptací evoluce a ne cestou k aktivnímu letu,



Obr. 4 – Závislost poměru maximálního zdvihu a odporu křídel na absolutní délce křídla v centimetrech (nahore) a relativní délce křídla (dole). Z horního grafu je dobře patrné zlepšení aerodynamických vlastností křídla až po přesažení velikosti jednoho centimetru u menších modelů. Dolní graf opět dokládá nejsnazší dosažení aerodynamické podpory větších jedinců. Vystačí si s relativně menšími náklady na výstavbu účinnějších ploch sloužících k plachtění (Kingslover a Koehl 1985).

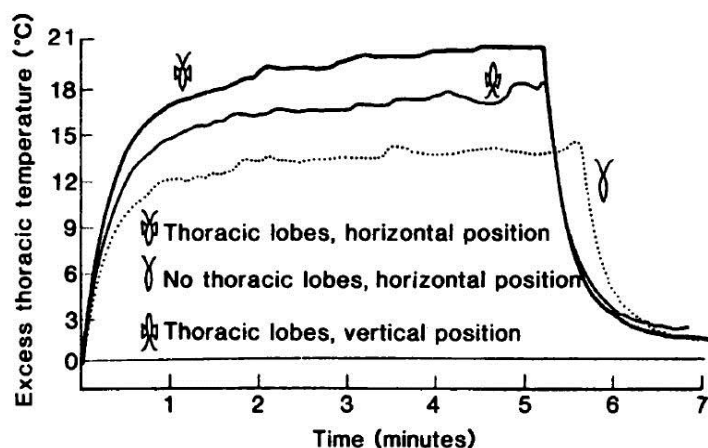
jelikož selekce při tomto chování upřednostní jedince schopné lepšího plachtění, nikoli jedince rozvíjející aktivní let. Pro ten je potřeba rozsáhlá preadaptace ve formě pohyblivosti, sehrané artikulace, rozvinuté muskulatury a složité inervace primordiálních křídel.

2.2.3 Teorie vzdušného planktonu

Jedna z novějších teorií věnující se vzniku aktivního letu u malých, vzdušnými proudy pasivně přenášených jedinců. Jejím autorem je Vincent Wigglesworth (1963). Základem je myšlenka, že zvětšení plochy některých výběžků na thoraxu může ulehčovat pasivní disperzi po okolí pomocí vzdušných proudů. To by mělo u vodního hmyzu zažívajícího sušší období vést k obsazování nových vlhčích habitatů, a měl by tak existovat selekční tlak na lepší manévrovatelnost při tomto letu a tím i zvýšení procenta přežívání takovýchto výprav. Teorie od počátku počítá s již předem artikulovanými primordiálními křídly, to nakonec autor potvrdil tím, že k této evoluční hypotéze později dodal morfologickou hypotézu o vývoji křídla z exitu (kapitola 3.3) (Wigglesworth 1973). Pohyblivost těchto přívěsků by měla zvýšit účinnost a zlepšit schopnost manévrování při vzletu a přistání. Teorie se ovšem nezdá být příliš pravděpodobná, protože by zřejmě docházelo k selekci křídel s větším aerodynamickým odporem než s větším zdvihem a k selekci menších jedinců, kteří by pro dosažení úspěšného letu museli pohybovat křídly ve velmi vysokých frekvencích (Flower 1964; Ellington 1991; Wootton 2001). Podle Stevena Vogela (2006) existuje mezi živočichy využívajícími odpor vzduchu ke zpomalení pádu a živočichy využívajícími k tomu samému zdvih křídel tak silná evoluční bariéra, že není možné, aby došlo k vývoji aktivního letu tímto způsobem. Tyto přístupy jsou podle něj tak odlišné, že pokud je něco dobré v jednom, je zároveň výjimečně špatné v druhém.

2.3 Termoregulační teorie

Další z publikovaných hypotéz popisujících jednu z možností rozvoje malých primordiálních křídel - v tomto případě zvětšování paranot, tedy laterálních rozšíření terga (kapitola 3.2), je termoregulační teorie. Jejím autorem je Matthew Douglas (1981), ale ještě před ním tuto myšlenku vyslovil Whalley (1979).



Obr. 5 – Graf popisující závislost změny teploty ve stupních Celsia (osa y) uvnitř hrudi motýlů *Colias eurytheme* (Boisduval, 1852) na čase v minutách (osa x), délka těla 15mm, rozměry modifikovaných křídel 5×3 mm. Křivky shora dolů: Upravená křídla, horizontální poloha těla; Upravená křídla, vertikální poloha těla; Odstraněná křídla, horizontální poloha těla. (Douglas 1981).

na zvětšování plochy těchto výběžků. Ve svém experimentu Douglas testoval přínos zmenšených (přistřižených) motýlích křídel druhu *Colias eurytheme* Boisduval, 1852 na prohřátí hrudi testovaných exemplářů pod lampou a vliv velikosti plochy takto upravených zbytků křídel na způsob prohřívání, přičemž došel k závěru, že podobné k tergum široce připojené struktury zvyšují při daném ozáření teplotu hrudních svalů až o 55% oproti jedincům bez těchto struktur - se zcela odstřiženými křídly (Obr. 5). Zjistil také, že při šířce zbytků křídel nad 10 mm a délce těla motýla 15 mm naráží tento systém na fyzikální limity a při dalším zvětšování zbytků křídel už nedochází ke zvyšování tělesné teploty (Douglas 1981). K velmi podobným výsledkům došla studie, ve které byl zkoumán termoregulační efekt křídel různých délek a různých tepelných vodivostí na modelech hmyzu rozdílných velikostí – největšího prohřátí hrudi bylo dosaženo při malých tělesných velikostech a relativně krátkých křídlech kolem jednoho centimetru (Kingslover a Koehl 1985). Fyzikální podstatou neefektivity přenášení tepla z delších křídel je ztráta tepla z křídel (popřípadě z rozšířených paranot) do okolního vzduchu, pro každou kombinaci materiálů a podmínek tedy existuje určitá mez, za kterou již nelze dalším prodlužováním křídel dopravit více tepla do hrudi – ztráta tepla do okolního prostředí přesáhne množství tepla dovedeného do hrudi (Wasserthal 1975). V tomto bodě by tedy měl přestat působit selekční tlak na prodlužování paranot tímto způsobem a je třeba k této teorii přidat další mechanismus, který popíše další rozvoj a zvětšování primordiálních křídel tak, aby byly použitelné k letu – například teorii klouzavého letu, která je v souladu s vývojem křídel z paranot, a zároveň nebyl prokázán významný

Principem této teorie je přenos tepla absorbovaného ze slunečního záření povrchem hrudních paranot vedením do thoraxu hmyzu za účelem zvýšení teploty hrudní muskulatury sloužící k pohybu končetin. Jelikož je hmyz endtermní skupinou živočichů, externí zvýšení teploty svalstva zvyšuje jejich výkon (Gilchrist a Huey 2004) a tedy i konkurenceschopnost jedince, tím tedy může vzniknout selekční tlak

aerodynamický efekt paranot kratších než jeden centimetr na schopnost plachtění hmyzu menšího než deset centimetrů (Kingslover a Koehl 1985). Spojení těchto dvou teorií se tedy přímo nabízí (kapitola 2.2.2). Bližším zkoumáním ovšem došel Roger Lewin (1985) k závěru, že pro hmyz menší než deset centimetrů je mezi těmito mechanismy selekční mezera, tedy místo, kde nemůže efektivně působit ani jeden z nich, proto je zřejmě nutné hledat předchůdce prvních letců mezi hmyzem větších rozměrů, nebo aplikovat jiný selekční mechanismus.

Jedním z argumentů podporujících tuto hypotézu může být fakt, že některé druhy motýlů (Lepidoptera) i v současnosti využívají svá křídla ke zvýšení teploty uvnitř hrudi za nižších teplot prostředí – vystavují svá křídla slunečnímu záření, a získávají tak potřebnou energii (Wasserthal 1975; Dreisig 1995; Barton a kol. 2014). Motýli jsou ale velmi odvozenou skupinou křídlatých (Pterygota) (Trautwein a kol. 2012), a proto z jejich chování nelze dělat závěry postihující celou skupinu křídlatých. U většiny ostatních řádů křídlatých toto chování nemůže ze zřejmých důvodů dosahovat takové důležitosti jako u motýlů – většina recentních zástupců křídlatých nemá křídla výrazně pigmentovaná, ale průsvitná, proto nemohou efektivně pohlcovat sluneční záření a přeměňovat jej na teplo. Výjimku mohou tvořit skupiny, u nichž se přední pár křídel přeměnil v útvary sloužící ke krytí zadních křídel (brouci – Coleoptera; švábi – Blatodea; ploštice – heteroptera apod.), ty ovšem mají v klidové poloze přední pár křídel složený tak, že těsně přiléhá k tělu, nezvětšuje tedy povrch absorbující záření, a lze ho tak z tohoto hlediska brát jako součást hrudi. Stejně tak svá modifikovaná křídla nezvedají za účelem zvýšení teploty, pouze za účelem uvolnění zadního páru sloužícího k letu. Neexistuje ovšem dostatek odborné literatury popisující používání křídel k absorpci slunečního záření mimo řád motýlů. V recentních skupinách je k termoregulaci obvykle využíváno teplo produkované při práci létacích (a ostatních) svalů.

Vesměř tedy lze považovat tuto teorii za možnou, neexistují ovšem patřičné doklady a studie dokládající termoregulaci pomocí křídel (nebo rozšířených paranot) jako fylogeneticky původní strategii skupiny křídlatých, v tomto směru je zapotřebí dalšího výzkumu. Další překážkou může být přerušení selekčních tlaků v pozdních fázích vývoje, kdy primordiální křídlo dosáhne určité velikosti.

2.4 Teorie epigamního chování

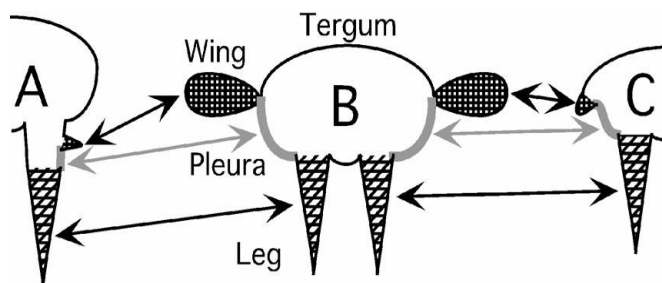
Další možný pohled na věc nabízí teorie Richarda Alexandera a Williama Browna (1963), která popisuje roli primordiálních křídel jako orgánů napomáhajících při epigamních

rituálech. Ve své práci diskutuje možnost vzniku přímé kopulace a sekundárního vodního života larev ve stejném období jako vznik křídel. Původní rozmnožovací strategií skupiny Pterygota je podle něj kopulace, kdy je samička na dorsu samečka. Ten na svém dorsu vystavuje atraktanty, kterými láká samičku. Primordiální křídla mohla podle autorů hrát důležitou roli jako pohyblivý kryt těchto atraktantů (například žláz vylučujících feromony), nebo jako samotné atraktanty. Druhou možností (ne nezbytně vylučující první) je použití křídel pro lákání samic a pro teritoriální chování. Později se takto získané přívěsky daly využít jako aerodynamická podpora (kapitola 2.2), a později tak přejít do stavu, kdy jich bylo využíváno výhradně k letu. Touto teorií chtěli mimo jiné autoři objasnit dorsální polohu křídel a přítomnost křídel pouze u imág. Larvální instary z pochopitelných důvodů nepotřebují disponovat orgány sloužícími výhradně k páření. I když později došlo přenesení funkce křídel, k posunu jejich vzniku v ontogenetickém vývoji již nedošlo. K vzniku létání pak podle autorů mohlo dojít u obou pohlaví současně jakožto vnitrodruhového rozpoznávacího znaku, nebo mohlo dojít k přenosu ze samců na samice později. Pohlavní výběr skutečně může vést ke zvětšování nejrůznějších částí těla a často poskytuje prostor pro vznik jinak téměř nemožných excesivních struktur (Lande 1980; West-Eberhard 1989), proto je velmi snadné představit si tuto možnost jako cestu pro gradualistické zvětšování plochy křídel až do stavu, kdy by byla použitelná k plachtění. Navíc i u mnoha současných druhů skupiny Orthoptera jsou křídla používána jen k epigamním projevům (Toms 1986). Tato hypotéza má ovšem poměrně zásadní trhlinu – jen těžko ji lze s úspěchem testovat či vyvrátit, proto nemá mezi autory příliš velkou podporu (Lewin 1985; Kingsolver a Koehl 1994).

3 Morfologické hypotézy

Tato část textu se zabývá diskusí hypotéz popisujících morfologické počátky a předlohy hmyzích křídel. Není ovšem zcela možné se vyhnout spojení s evolučními tlaky, proto se kapitola částečně prolíná s kapitolou evoluční teorie (kapitola 2).

První moderní pokusy o vysvětlení morfologické podstaty vzniku křídel



Obr. 6 – Znázornění původů křídel podle dvou hypotéz: A – hypotetický předek podle teorie o původu křídla z exitu; B – dnešní generalizovaný zástupce okřídleného hmyzu; C – hypotetický předek podle paranotální teorie (Jockusch a Ober 2004).

sahají až do počátku devatenáctého století a je možné je rozdělit do dvou proudů – první vychází z předpokladu, že křídla vznikla jako zcela nové struktury, a není tedy možné a přínosné pokoušet se vysvětlit jejich vznik pomocí existujících útvarů. Druhý předpokládá, že křídla vznikla modifikací stávajících orgánů (Crampton 1916). První případ je do značné míry ovlivněn teorií kreace, tedy vzniku organismů nezávisle na sobě, je proto nefalzifikovatelný a tato práce se jím nebude zabývat.

Mezi nejdůležitější hypotézy přelomu století patří paranotální teorie (kapitola 3.2) a teorie o vzniku křídla z tracheálních žaber (kapitola 3.1). V různých podobách se také objevovaly teorie o modifikaci některé části končetiny nebo jiných tělních přívěšků (Crampton 1916). Existovaly názory o několikanásobném vzniku křídla, popřípadě jeho sekundární ztrátě v rámci řádů Archeognatha a Zygentoma (Handlirsch 1908; Lemche 1940, 1942). Tyto myšlenky byly později podloženy velkým rozdílem mezi artikulací křídla u skupiny Odonoptera a u zbytku skupiny Pterygota. Křídlo obou skupin mělo vzniknout nezávisle, jinými mechanismy ve dvou různých prostředích (Matsuda 1970, 1981; La Greca 1980). Dnes ovšem tyto názory nemají příliš velkou podporu, jelikož je téměř jisté, že křídla u hmyzu vznikla pouze jednou a řády Archeognatha a Zygentoma jsou primárně apterní (Whiting a kol. 1997; Kjer 2004; Regier a kol. 2004; Terry a Whiting 2005; Kukalova-Peck 2008; Trautwein a kol. 2012; Thomas a kol. 2013).

V současnosti mají největší autorskou podporu dvě konkurenční hypotézy: paranotální teorie a teorie o původu křídla z epicoxálního exitu (Obr. 6).

3.1 Původ z tracheálních žaber

Původ této hypotézy sahá až do devatenáctého století a jedním z jejích prvních propagátorů byl Carl Gegenbaur (1878), který považoval křídla za derivát dorsálních žaber kroužkovců, jakožto domnělých předků hmyzu. Za seriálně homologické struktury považoval abdominální žábry larev řádu Ephemeroptera. Ve své práci G. Crampton (1916) uvádí několik argumentů svědčících pro a proti této teorii. Z nejdůležitějších podporujících tuto teorii je možné zmínit tyto: 1) Křídla jsou v raných vývojových stádiích prostoupěna trachejemi, to může naznačovat jejich původ jakožto dýchacích orgánů. 2) Pokud jsou jednotlivé tělní články homologické, lze předpokládat výskyt seriálně homologických struktur na ostatních člancích. Takovými strukturami jsou vůči křidlům v tomto případě abdominální žábry larev řádu Ephemeroptera. 3) Žábry některých larev řádu Ephemeroptera jsou schopny rychlého pohybu a jsou tedy artikulované a opatřené potřebnými svaly, které mohly dát později vyniknout létacím svalům.

4) Určitý typ žaber může dorůst značných velikostí a není těžké si představit, že by později mohl sloužit k pohybu pod vodní hladinou. 5) Bazální linie křídlatého hmyzu mají vodní larvy. Proti pak uvádí následující argumenty: 1) Křídla a abdominální žábry se zakládají na zcela jiné pozici. 2) Způsob prostoupení trachejí křídlem a žábry se zásadně liší. 3) V ontogenezi tracheje do křídel prostupují až později, to by mělo naznačovat jinou primární funkci než dýchací. 4) V ontogenezi larev řádu Ephemeroptera jsou patrné rysy naznačující až sekundární přizpůsobení vodnímu prostředí. 5) Nikde u bezkřídlatého hmyzu nedochází k tendencím k tvorbě tracheálních žaber.

Tato teorie ve své původní podobě dnes již nemá zdaleka tak velkou podporu jako na přelomu devatenáctého a dvacátého století. V současnosti je daleko více diskutována teorie této velmi příbuzná, dalo by se říci i z této teorie vycházející – Hypotéza o původu křídla z epicoxálního exitu (kapitola 3.3).

3.2 Paranotální teorie

Jedná se o teorii popisující vznik křídla z laterálně rozšířených laloků terga (tedy dorsálního skleritu hrudi), která je ve velmi úzkém spojení s teorií vzniku aktivního letu z plachtění (kapitola 2.2.2). Autorem původní myšlenky je Friedrich Müller (1873), který pozorováním všekazů došel k názoru, že křídla nevznikla z vnějších tracheálních žaber, ale z rozšířených paranot. Jeho idea byla dále rozpracována a stala se poměrně uznávanou teorií devatenáctého a dvacátého století. Seleční tlaky vedoucí v prvních fázích ke vzniku rozšířených paranot jsou spojovány s životem v puklinách a dalších úzkých prostorech, kdy dochází k dorso-ventrálnímu zploštění těla. Také se může jednat o kryptickou adaptaci omezující vrhání stínu a obecně lepší kamufláž nebo obrané prostředky (Alexander a Brown 1963). Jedním z prvních protagonistů teorie se stal G. Crampton (1916), který ve své práci diskutuje nejrozličnější doklady pro paranotální teorii v kontrastu s teorií o vzniku křídla z tracheálních žaber (kapitola 3.1). Z nejdůležitějších lze zmínit argument oponující výtkám týkajících se artikulace takto nabytých křídel – tvrdí, že pokud mohly tracheální žábry získat artikulaci, není důvod, aby se stejně tak nemohlo stát u paranotálních rozšíření. Nenavrhuje ovšem žádný mechanismus či možný seleční tlak vedoucí k rozvoji kloubního spojení. Ten nabízí ve spojení s teorií plachtění (kapitola 2.2.2) Alexandr Rasnitsyn (1981), který uvádí, že mohlo dojít ke vzniku artikulace vlivem selekčního tlaku na lepší manévrovatelnost při klouzavém letu, později i ke vzniku mávání křídel - jak se již stalo u létavých skupin obratlovců (pterosauři, ptáci a letouni), kde ovšem již byly k dispozici plně artikulované končetiny, ze

kterých následnými modifikacemi vznikla křídla používaná k plachtění a později k létání. K velmi podobnému scénáři došel i William Forbes (1943), který tvrdí, že už v raných stádiích rozvíjejících se křídel mohly mít stahy svalů upínajících se na paranota zásadní vliv na manévrovatelnost při pádu. Podle Andrewa Hamiltona (1971) vznikla artikulace rozšířených paranot tak, že se nejdříve vyvinula změkčená linie, ve které mohlo docházet k ohybu (neuvádí ovšem účel tohoto útvaru), a později došlo k napojení svalstva a vzniku plnohodnotného kloubu. Hamilton také poukazuje na skutečnost, že ve dvou skupinách bezkřídlého hmyzu nejbližší příbuzných křídlatým (Pterygota), tedy rybenkách (Zygentoma) a chvostnatkách (Archaeognatha), se vyskytují zvětšená paranota. I v dnešních fylogenetických studiích zůstávají tyto dvě skupiny blízce příbuzné skupině křídlatých (Trautwein a kol. 2012; Thomas a kol. 2013). Dále, jako další doklady teorie, je třeba zmínit, že křídelní pochvy larev dnešních zástupců křídlatých plynule přecházejí v tergum a že některé pokusy prokázaly zvýšenou schopnost plachtění modelů s krátkými paranoty (Kukalová-Peck 2008). Možnou funkci ztenčených linií sloužících k ohybu paranota a selekční tlak uvádí ve své práci Hasenfuss (2002) - tvrdí, že by evoluce upřednostňovala takové jedince, kteří budou schopni rychlého a obrátého běhu a zároveň budou dosahovat dobrých výsledků při plachtění a kontrolovaném pádu – to má být dosaženo pomocí zvednutí paranot při běhu, aby tak nepřekáželi jedinci v pohybu a zároveň byly schopné kontroly pádu. Základním pilířem teorie je předpokládáný vznik křídel v terestrickém prostředí, to ovšem za současného stavu poznání nelze potvrdit ani vyvrátit (Engel a kol. 2013). Jedním z nejnovějších důkazů ve prospěch této teorie je reinterpetace zkameněliny druhu *Carbotriplura kukalovae* (Kluge, 1996) interpretované jako zástupce nového taxonu Carbotriplurida sesterského skupině křídlatých (Pterygota) a zároveň blízce příbuzného prvním průkopníkům pasivního letu. Jedinec má podle autorů dostatečně velká laterálně rozšířená paranota, aby je mohl s úspěchem používat k plachtění (Staniczek a kol. 2014). To je při velikosti exempláře 10 cm v souladu se zjištěním studie testující vliv takovýchto přívěsků na schopnost plachtit, kdy bylo zjištěno, že při velikosti 10 cm stačí relativně nejmenší paranota ke zvýšení aerodynamických výkonů. I tak bylo ovšem potřeba přívěsků zhruba třetinu délky těla dlouhých, a takových rozměrů paranota fosílie nedosahují (Kingsolver a Koehl 1994). To je problémem pro celou teorii, neboť je přímo spjata s teorií plachtění (kapitola 2.2.2), a je proto nutné předsadit před vlastní plachtění jiný mechanismus, například termoregulační teorii (kapitola 2.3). Navíc je fosilie datována na dobu před 309 miliony let (Hess a kol. 1985), není tedy ani zdaleka blízká době vzniku křídel u hmyzu, dokonce ani nejstarším fosiliím funkčních křídel (Prokop a kol. 2005;

Thomas a kol. 2013). Stále je tedy zapotřebí nalézt fosilii představující přechodovou formu mezi nelétavým hmyzem a skupinou Pterygota.

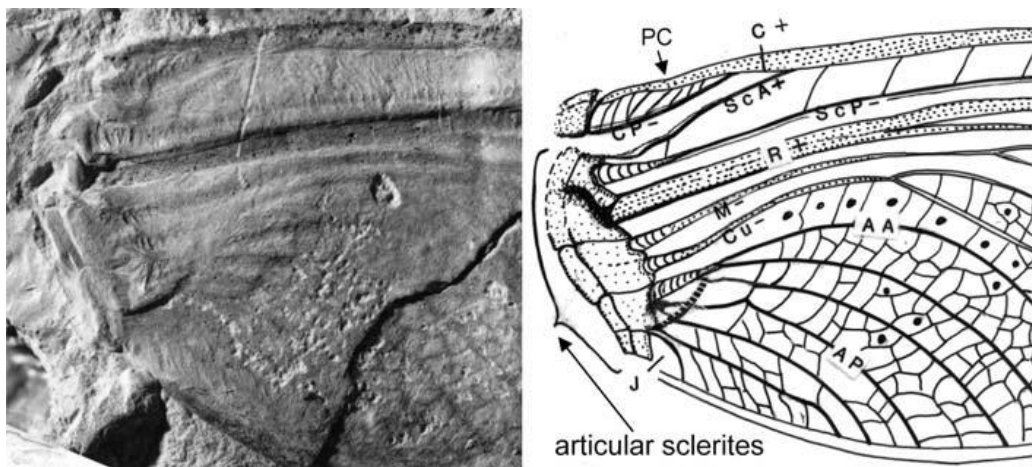
Jarmila Kukalová-Peck (1978) poukazuje na fakt, že ačkoli se nesporně u moderních skupin hmyzu vyskytuje plachtění jakožto forma energeticky nenáročného letu, je ho dosaženo pomocí složité artikulace křídel a většinou i mechanismu udržujícího křídla v roztažené poloze (nejedná se tedy o triviální mechanismus a k jeho dosažení bylo zapotřebí mnohých adaptací). Je proto pravděpodobné, že plachtění vzniklo až jako sekundární schopnost po aktivním letu a není tedy možné předpokládat, že výskyt tohoto způsobu letu je nutně předcházen vývojem křídla z pevných přívěšků terga. Fyziologická studie zkoumající inervaci létacích svalů druhu *Locusta migratoria* (Linnaeus, 1758) objevila rudimentální inervaci v prvních třech abdominálních člancích. To naznačuje bývalou přítomnost pohyblivých struktur homologických dnešním křídům na abdomenu. To je v rozporu s paranotální teorií, která předpokládá vznik artikulace a pohyblivosti až sekundárně (Robertson a kol. 1982). Dále je třeba uvést možnost, která je v rozporu s jedním důkazem pro paranotální teorii – tvrzením o splývání křídelních pochev s tergem – podle Jarmily Kukalové-Peck (1983) vzniklo splývání až druhotně jako adaptace na život ve vodním proudu, což následně vyvolalo potřebu po metamorfickém instaru. Proti teorii hovoří i vývojově-genetická studie homologizující vznik křídla s epipodity (dorsální výběžky proximální části končetiny) korýšů (Averof a Cohen 1997). Existují i pokusy o modernizaci této hypotézy pomocí fúze právě s teorií o vzniku křídla z části končetiny (kapitola 3.4) (Niwa a kol. 2010). Jak ovšem autoři obou studií uvádějí, nikdy není možné se stoprocentní jistotou tvrdit, že jsou dvě struktury homologické jen na základě prezence stejných vývojových mechanismů a srovnatelných vzorů genové exprese.

3.3 Teorie o původu z epicoxálního exitu

Dalším důležitým pohledem na vývoj křídla je teorie připisující funkci morfologického prekursoru křídla dorsální větvi proximální části končetiny členovců – tedy epicoxálnímu exitu korýšů a stylů chvostnatek (Archeognatha).

Základy této teorie položil ve své práci Vincent Wigglesworth (1973), kde homologizuje křídla hmyzu s abdominálními tracheálními žábry larválních instarů řádu Ephemeroptera. Uvádí, že žábry by se nejspíše měly vyskytovat na thoraxu, kde se nachází většina svalstva, tudíž je zde i největší poptávka po kyslíku. Takovéto uspořádání má mnoho korýšů. To vysvětluje tím, že na thoraxu se již prekursorzy žaber přeměnily na křídla, a tak již není prostor

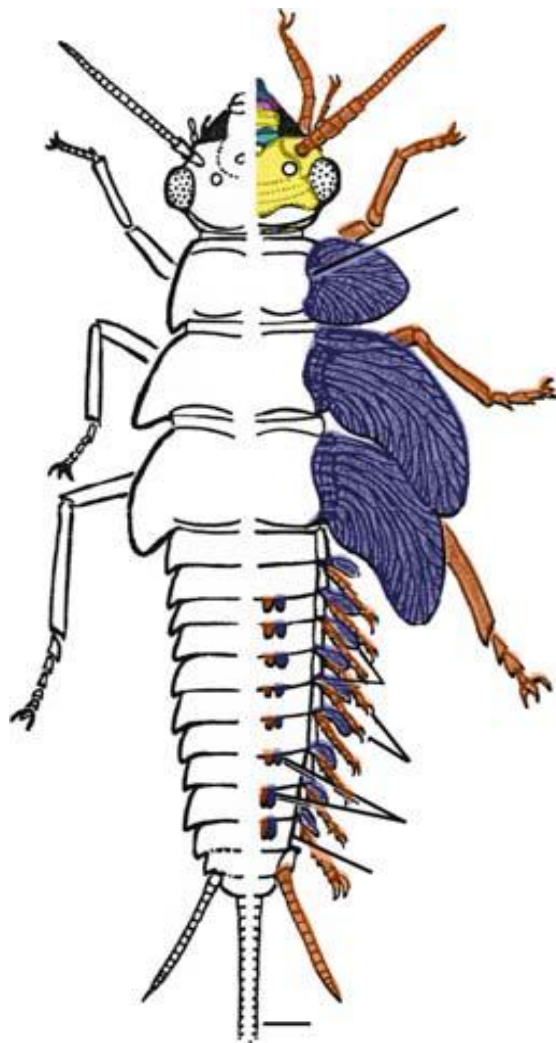
pro tvorbu dýchacích orgánů na hrudi. To má společně s původem abdominálních žaber z končetin (Börner 1909) naznačovat homologii křídel s těmito tracheálními žábrami a původ křídel ze stylů řádu Archeognatha.



Obr. 7 – Detail křídelní pochvy larvy křídlatého hmyzu z Paleozoika. Na fotografii jsou patrné artikulační sklerity (articular sclerites) dokládající pohyblivost pochvy. (Kukalová-Peck 2008)

Na práci Vincenta Wiggleswortha později navázala Jarmila Kukalová-Peck (1978, 1983), která teorii rozvinula a přisoudila funkci morfologického prekursoru epicoxálnímu exitu (Obr. 8). Jako podpora této teorie slouží především pozice křídla mezi dvěma články nohy integrovanými v tělní stěně – epicoxou a subcoxou, stejně jako exity korýšů, které u některých skupin tvoří ploché žábry tvarem podobné křídům. Nabízí se také srovnání s ontogenetickým vývojem primordia stylu, který se stejně jako primordium křídel objevuje až po několika svlékáních, nikoli hned od vylíhnutí. Nejlepším vysvětlením pro postavení artikulačních skleritů kolem křídla je podle Jarmily Kukalové-Peck jejich původ z proximálního článku končetiny, tedy epicoxy. To je dobrou podporou pro původ křídla z exitu, jelikož ten vzniká na okraji subcoxy a je jí částečně obklopen. Celkový scénář průběhu vzniku křídla by tedy měl být asi takový: pohyblivé přívěsky předcházející křídla, které se vyskytovaly na třech thorakálních a devíti abdominálních člancích, vznikly ze subcoxy a jejího exitu. Epicoxa se stala součástí tělní stěny, v thoraxu se rozpadla na artikulační sklerity obklopující primordiální křídlo, které se zploštilo, získalo dýchací funkci ve formě žaber a později se stalo plnohodnotným křídlem.

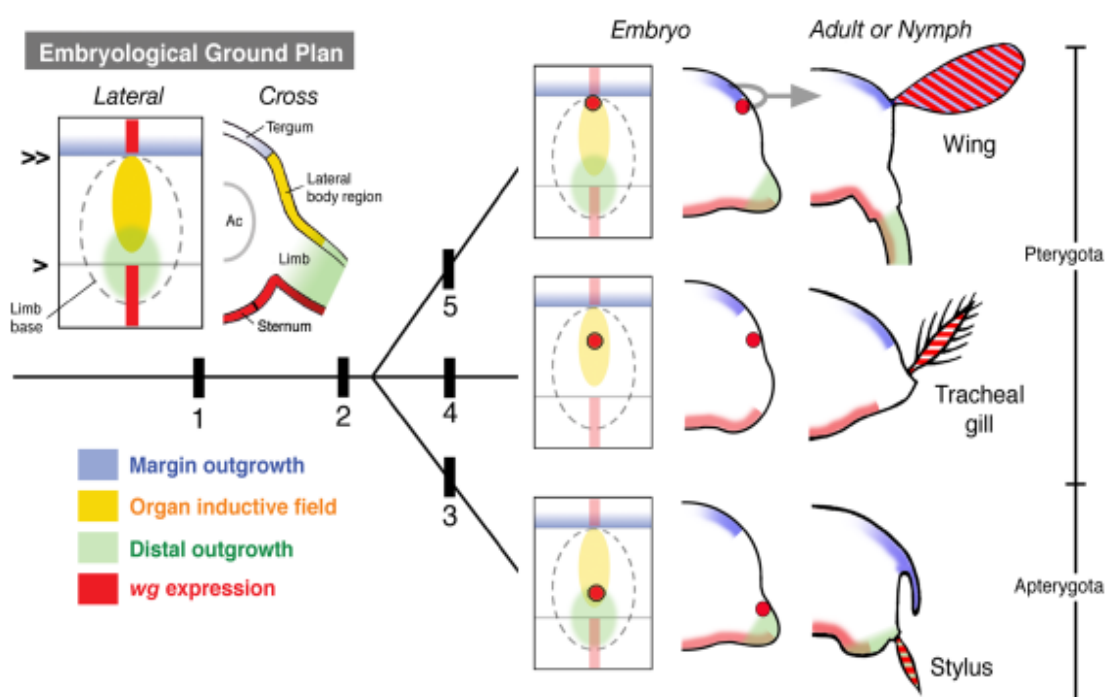
Zásadním rozdílem proti paranotální teorii (kapitola 3.2) je přítomnost artikulace primordiálních křídel již od počátku jejich vývoje a tedy i sekundární vymizení pohyblivosti křídelních pochev a jejich splynutí s tergem, to je doloženo fosilními nálezy (Obr. 7) (Kukalová-Peck 1983). Jedním z důležitých důkazů pro tuto teorii jsou ontogenetické studie zkoumající vzory exprese v končetinách korýšů a křídlech hmyzu, kde jsou patrné stejné vzory a mechanismy. Autoři tedy došli k závěru, že se jedná o homologické struktury. Jak ovšem sami uvádějí, na základě stejných vzorů exprese nikdy není možné určit homologické struktury, jelikož se může jednat o konvergenci (Averof a Cohen 1997; Nulsen a Nagy 1999). Dalším vývojovým důkazem této teorie je pozorované oddělení zárodečného pupenu křídla od zárodečného pupenu nohy u druhu *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Cohen a kol. 1993), které ovšem nebylo u jiných řádů než Diptera pozorováno, to autoři navíc podkládají tvrzením, že Diptera jsou vysoce odvozenou skupinou v rámci taxonu Pterygota a není možné z jejich vývojových mechanismů usuzovat na původní stav předků prvních hmyzích letců. Je tedy potřeba porovnávat vzory genové exprese s původnějšími skupinami mimo taxon Holometabola (Jockusch a Ober 2004).



Obr. 8 – Rozdíl mezi současnou a paleozoickou larvou křídlatého hmyzu (Pterygota). Křídelní pochvy byly artikulované a larvy disponovaly značným množstvím abdominálních přívěšků. Na obrázku jsou laterálně na abdomenu modře zobrazeny ploché epicoxální exity homologické s křídly. (Kukalová-Peck 2008)

3.4 Fúzní teorie

Jedním z nejnovějších přínosů v oblasti morfologických teorií je práce Ohde Niwy a kol. (2010). Jde o studii založenou na geneticko-ontologickém přístupu, která zkoumala vývojové mechanismy v tělních strukturách embryí zástupců druhu *Ephoron eophilum* Ishiwata, 1996 z řádu Ephemeroptera a *Pedetontus unimaculatus* Machida, 1980 z řádu Archeognatha. Metodou *in situ* hybridizace a imunobarvení byly porovnávány vzory exprese genů *wingless*, *vestigial* a *apterous*, tedy genů spojovaných s vývojem křídel, v tergu, stylech, abdominálních žábřách a laterální tělní stěně.



Obr. 9 – Tělní plán embryí hmyzu a fúzní model vzniku křídla. V levé části obrázku je boční pohled a příčný řez embryem generalizovaného hmyzu se znázorněnou expresí genu *wingless* (červeně) a jeho rozdělení do tří hlavních teritorií: sternum, tergum a laterální tělní stěna. Hranice mezi tergem a laterální tělní stěnou tvoří část schopnou okrajového růstu, specifikovanou expresí genů *wingless*, *vestigial* a *apterous* (modře). Laterální tělní stěna disponuje sníženou expresí genu *wingless* (žlutě) a tím umožňuje jeho reexpresi (červená kolečka) a tedy tvorbu dorsální větve končetiny. Zeleně je značena pozice vzniku distálních přívěšků. Černý diagram v levé části uprostřed zobrazuje navrhovaný scénář evoluce křídel hmyzu a jeho klíčové události: 1 – ustavení článkovaného tělního plánu, 2 – získání vývojového modulu exprese genů *wingless* a *vestigial* pro tvorbu dorsální větve končetiny, 3 – vznik stylů, 4 – vznik tracheálních žaber, 5 – vznik křídel. Pro vznik křídla je klíčová kombinace reexprese genu *wingless* v laterální tělní stěně a vývojový modul v hranici tergum/laterální tělní stěna umožňující plochý růst (Niwa a kol. 2010).

Analýzou vzorů exprese jednotlivých genů v různých částech těla a porovnáním jejich vzájemných překryvů došli k závěru, že pozice budoucích přívěšků je určena kooperací genů

vestigial a wingless a pro indukci založení nového přívěsku je nezbytné dočasné snížení exprese genu wingless. Zároveň se v primordiích paranot a styletů uplatňovaly podobné vzory exprese jako v křídelním promordiu druhu *Drosophila melanogaster*. Uvolněním prostoru pro vývoj přívěsků v laterální tělní stěně (díky snížení exprese genu wingless) vzniká možnost posunu primordia dorsální větve proximální části končetiny dorsálním směrem a tím i možnost jeho inkorporace do terga, kde už současná aktivita všech tří zmíněných genů (určujících jeho okrajovou část) umožňuje růst křídla do plochy a určení jeho okrajů. To je důležitým faktorem, jelikož větve končetin nedisponují mechanismem umožňujícím plochý růst. Byl tedy navržen model spojující dvě stávající teorie do jedné – paranotální teorii (kapitola 3.2) a teorii o vzniku křídla z exitu (kapitola 3.3) (Obr. 9).

4 Závěr

Nejrůznější pokusy o popis okolností vzniku křídla sahají až do počátků devatenáctého století (Crampton 1916) a kontinuálně pokračují až do dnešní doby. Vzniklo značné množství hypotéz popisujících nejrůznější možné způsoby vzniku a vývoje křídla postihujících jak evoluční, tak morfologické aspekty této události. Probíhaly debaty na téma monofyletického původu skupiny Pterygota a byly navrženy teorie popisující vznik křídel ve vodním i terestrickém prostředí, v korunách stromů i pod a na vodní hladině. Křídla byla odvozována od nejrůznějších částí těla hmyzu – z částí končetin, z tracheálních žaber, z dorsálního skleritu a jistě i z mnoha dalších. Přitom stále není jasné, jaký scénář se při vzniku křídla uplatnil, a není ani jasné, který z nich je nejpravděpodobnější. Za pravděpodobné lze označit pouze konstatování, že při vzniku křídel působily různé kombinace evolučních tlaků, které v konečném důsledku vedly k tvorbě křídel z některé z nabízených struktur nebo z jejich kombinací. Za naši neznalost na tomto poli může mimo jiné to, že křídla hmyzu vznikala zhruba před a v období takzvané Romerovy mezery (Romer's gap), tedy v období, které je velmi chudé na fosilní záznam (Ward a kol. 2006). Mezi další faktory lze řadit menší velikost hmyzu a jeho obrovskou evoluční plasticitu (tedy fakt, že vytváří tak velké množství forem a mnohým z nich lze přisuzovat roli předka létavého hmyzu). Zcela jednoznačné potvrzení kterékoli teorie se možná nikdy nedočkáme, pokud však ano, bude zřejmě založené na nové, dobře dochované fosilii (nebo celé sérii fosilií), která půjde nezpochybnitelně interpretovat jako předek skupiny Pterygota. Otázka vzniku prvních křídel sloužících k aktivnímu letu v historii života na planetě Zemi prozatím zůstává otevřená.

5 Poděkování

Děkuji svému školiteli doktoru Jakubovi Prokopovi za trpělivost a ochotu, kterou projevil při diskuzích a kontrolách tohoto textu, a Martině Ježkové za nekončící psychickou podporu a povzbuzování.

6 Literatura

ALEXANDER, Richard D a William L BROWN, 1963. *Mating behavior and the origin of insect wings*. Ann Arbor, Mich: Museum of Zoology, University of Michigan.

AVEROF, Michalis a Stephen M. COHEN, 1997. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. *Nature*. roč. 385, č. 6617, s. 627–630.

BARTON, Madeleine, Warren PORTER a Michael KEARNEY, 2014. Behavioural thermoregulation and the relative roles of convection and radiation in a basking butterfly. *Journal of Thermal Biology* [online]. 4., roč. 41, s. 65–71. ISSN 0306-4565. Dostupné z: doi:10.1016/j.jtherbio.2014.02.004

BENNER, Jacob S., Richard J. KNECHT a Michael S. ENGEL, 2013. Comment on Marden (2013): “reanalysis and Experimental Evidence Indicate That the Earliest Trace Fossil of a Winged Insect Was a Surface Skimming Neopteran”. *Evolution* [online]. 1.7., roč. 67, č. 7, s. 2142–2149 [vid. 28. duben 2014]. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:10.1111/evo.12094

BÖRNER, C., 1909. Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insecten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi-und Metapterygota. *Zool Anz.* roč. 34, s. 100–125.

COHEN, B., A. A. SIMCOX a S. M. COHEN, 1993. Allocation of the thoracic imaginal primordia in the *Drosophila* embryo. *Development*. 1.2., roč. 117, č. 2, s. 597–608. ISSN 0950-1991, 1477-9129.

CRAMPTON, G., 1916. The Phylogenetic Origin and the Nature of the Wings of Insects According to the Paranotal Theory. *Journal of the New York Entomological Society*. 1.3., roč. 24, č. 1, s. 1–39.

CREPET, William L., 1979. Insect Pollination: A Paleontological Perspective. *BioScience* [online]. 1.2., roč. 29, č. 2, s. 102–108 [vid. 25. červenec 2014]. ISSN 0006-3568, 1525-3244. Dostupné z: doi:10.2307/1307746

DOUGLAS, M., 1981. Thermoregulatory Significance of Thoracic Lobes in the Evolution of Insect Wings. *Science* [online]. roč. 211, č. 4477, s. 84–86. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.211.4477.84

DREISIG, H., 1995. Thermoregulation and Flight Activity in Territorial-Male Graylings, *Hipparchia semele* (satyridae), and Large Skippers, *Ochlodes venata* (hesperiidae). *Oecologia* [online]. 2., roč. 101, č. 2, s. 169–176. ISSN 0029-8549. Dostupné z: doi:10.1007/BF00317280

DUDLEY, Robert, Greg BYRNES, Stephen P. YANOVIK, Brendan BORRELL, Rafe M. BROWN a Jimmy A. MCGUIRE, 2007. Gliding and the Functional Origins of Flight: Biomechanical Novelty or Necessity? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* [online]. roč. 38, č. 1, s. 179–201 [vid. 12. srpen 2014]. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110014

ELLINGTON, C. P., 1991. Aerodynamics and the Origin of Insect Flight. In: P.D. EVANS, ed. *Advances in Insect Physiology* [online]. B.m.: Academic Press, s. 171–210 [vid. 13. srpen 2014]. ISBN 0065-2806. Dostupné z: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065280608600946>

ENGEL, Michael S., Steven R. DAVIS a Jakub PROKOP, 2013. Insect Wings: The Evolutionary Development of Nature's First Flyers. In: Alessandro MINELLI, Geoffrey BOXSHALL a Giuseppe FUSCO, ed. *Arthropod Biology and Evolution* [online]. B.m.: Springer Berlin Heidelberg, s. 269–298 [vid. 26. červenec 2014]. ISBN 978-3-642-36159-3, 978-3-642-36160-9. Dostupné z: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-36160-9_12

ENGEL, Michael S. a David A. GRIMALDI, 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature* [online]. 12.2., roč. 427, č. 6975, s. 627–630 [vid. 30. března 2014]. ISSN 0028-0836, 1476-4679. Dostupné z: doi:10.1038/nature02291

FLOWER, J. W., 1964. On the origin of flight in insects. *Journal of Insect Physiology* [online]. 2., roč. 10, č. 1, s. 81–88 [vid. 14. srpen 2014]. ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/0022-1910(64)90096-4

FORBES, William T. M., 1943. The Origin of Wings and Venational Types in Insects. *American Midland Naturalist* [online]. 3., roč. 29, č. 2, s. 381 [vid. 11. srpen 2014]. ISSN 00030031. Dostupné z: doi:10.2307/2420801

GARROUSTE, Romain, Gael CLEMENT, Patricia NEL, Michael S. ENGEL, Philippe GRANDCOLAS, Cyrille A. D'HAESE, Linda LAGEBRO, Julien DENAYER, Pierre GUERIAU, Patrick LAFAITE, Sebastien OLIVE, Cyrille PRESTIANNI a Andre NEL, 2013. Is Strudiella a Devonian insect? Reply. *Nature* [online]. 21.2., roč. 494, č. 7437, s. E4–E5. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/nature11888

GARROUSTE, Romain, Gaël CLÉMENT, Patricia NEL, Michael S. ENGEL, Philippe GRANDCOLAS, Cyrille D'HAESE, Linda LAGEBRO, Julien DENAYER, Pierre GUERIAU, Patrick LAFAITE, Sébastien OLIVE, Cyrille PRESTIANNI a André NEL, 2012. A complete insect from the Late Devonian period. *Nature* [online]. 27.7., roč. 488, č. 7409, s. 82–85 [vid. 16. srpen 2014]. ISSN 00280836. Dostupné z: doi:10.1038/nature11281

GEGENBAUR, Carl, 1878. *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. B.m.: Wilhelm Engelmann.

GILCHRIST, G. W. a R. B. HUEY, 2004. Plastic and genetic variation in wing loading as a function of temperature within and among parallel clines in *Drosophila subobscura*. *Integrative and Comparative Biology* [online]. 12., roč. 44, č. 6, s. 461–470. ISSN 1540-7063. Dostupné z: doi:10.1093/icb/44.6.461

GRIMALDI, David a Michael S. ENGEL, 2005. *Evolution of the Insects*. B.m.: Cambridge University Press. ISBN 9780521821490.

HAMILTON, K. G. Andrew, 1971. The Insect Wing, Part I. Origin and Development of Wings from Notal Lobes. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 1.10., roč. 44, č. 4, s. 421–433.

HANDLIRSCH, Anton, 1908. *Die fossilen insekten und die phylogenie der rezenten formen; ein handbuch für paläontologen und zoologen, von Anton Handlirsch ... Hrsg. mit unterstützung aus der Treitlstiftung der Kaiserl. akademie der wissenschaften in Wien ...* [online]. Leipzig,: W. Engelmann,. Dostupné z: <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/34145>

HASENFUSS, I., 2002. A possible evolutionary pathway to insect flight starting from lepidopteran organization. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* [online]. 1.6., roč. 40, č. 2, s. 65–81 [vid. 1. srpen 2014]. ISSN 1439-0469. Dostupné z: doi:10.1046/j.1439-0469.2002.00180.x

HESS, J. C., H. J. LIPPOLT, V. M. HOLUB a J. PEŠEK, 1985. Isotopic ages of two Westphalian C tuffs—a contribution to the Upper Carboniferous time scale. *Terra Cognita*. roč. 5, s. 236–237.

HÖRNSCHEMEYER, Thomas, Joachim T. HAUG, Olivier BETHOUX, Rolf G. BEUTEL, Sylvain CHARBONNIER, Thomas A. HEGNA, Markus KOCH, Jes RUST, Sonja WEDMANN, Sven BRADLER a Rainer WILLMANN, 2013. Is Strudiella a Devonian insect? Arising from R. Garrouste et.al. (vol 488, pg 82, 2012). *Nature* [online]. 21.2., roč. 494, č. 7437, s. E3–E4. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/nature11887

JOCKUSCH, E. L. a K. A. OBER, 2004. Hypothesis Testing in Evolutionary Developmental Biology: A Case Study from Insect Wings. *Journal of Heredity* [online]. 1.9., roč. 95, č. 5, s. 382–396 [vid. 2. duben 2014]. ISSN 0022-1503, 1465-7333. Dostupné z: doi:10.1093/jhered/esh064

KINGSLOVER, Joel G. a M. A. R. KOEHL, 1985. Aerodynamics, Thermoregulation, and the Evolution of Insect Wings: Differential Scaling and Evolutionary Change. *Evolution* [online]. 5., roč. 39, č. 3, s. 488 [vid. 17. červenec 2014]. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.2307/2408648

KINGSOLVER, Jg a Mar KOEHL, 1994. Selective Factors in the Evolution of Insect Wings. *Annual Review of Entomology*. roč. 39, s. 425–451. ISSN 0066-4170.

KJER, K. M., 2004. Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic Biology* [online]. 6., roč. 53, č. 3, s. 506–514. ISSN 1063-5157. Dostupné z: doi:10.1080/10635150490445922

KNECHT, Richard J., Michael S. ENGEL a Jacob S. BENNER, 2011. Late Carboniferous paleoichnology reveals the oldest full-body impression of a flying insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. 19.4., roč. 108, č. 16, s. 6515–6519. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.1015948108

KUKALOVÁ-PECK, Jarmila, 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology* [online]. 1.4., roč. 156, č. 1, s. 53–125 [vid. 28. červenec 2014]. ISSN 1097-4687. Dostupné z: doi:10.1002/jmor.1051560104

KUKALOVÁ-PECK, Jarmila, 1983. Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. *Canadian Journal of Zoology* [online]. 1.7., roč. 61, č. 7, s. 1618–1669 [vid. 6. srpen 2014]. ISSN 0008-4301. Dostupné z: doi:10.1139/z83-217

KUKALOVÁ-PECK, Jarmila, 2008. Phylogeny of higher taxa in insecta: Finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. *Evolutionary Biology* [online]. 3., roč. 35, č. 1, s. 4–51. ISSN 0071-3260. Dostupné z: doi:10.1007/s11692-007-9013-4

LA GRECA, Marcello, 1980. Origin and evolution of wings and flight in insects. *Bolletino di zoologia* [online]. roč. 47, č. sup1, s. 65–82 [vid. 20. srpen 2014]. ISSN 0373-4137. Dostupné z: doi:10.1080/11250008009438706

LANDE, Russell, 1980. Sexual Dimorphism, Sexual Selection, and Adaptation in Polygenic Characters. *Evolution* [online]. 3., roč. 34, č. 2, s. 292 [vid. 14. srpen 2014]. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.2307/2407393

LEHMANN, F. O. a M. H. DICKINSON, 1997. The changes in power requirements and muscle efficiency during elevated force production in the fruit fly *Drosophila melanogaster*. *The Journal of Experimental Biology*. 1.4., roč. 200, č. 7, s. 1133–1143. ISSN 0022-0949, 1477-9145.

LEMCHE, Henning, 1940. *The Origin of Winged Insects*.

LEMCHE, Henning Mourier, 1942. *The Wings of Cockroaches and the Phylogeny of Insects*. B.m.: Zoological Laboratory, Royal Veterinary and Agricultural College and the Zoological Museum of the University of Copenhagen.

LEWIN, R., 1985. On the Origin of Insect Wings: Experimental data on thermoregulation and aerodynamics give the first quantitative test of a popular hypothesis for the evolution of flight in insects. *Science* [online]. 25.10., roč. 230, č. 4724, s. 428–429 [vid. 11. srpen 2014]. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.230.4724.428

MARDEN, J. H., B. C. O'DONNELL, M. A. THOMAS a J. Y. BYE, 2000. Surface-skimming stoneflies and mayflies: The taxonomic and mechanical diversity of two-dimensional aerodynamic locomotion. *Physiological and Biochemical Zoology* [online]. 12., roč. 73, č. 6, s. 751–764. ISSN 1522-2152. Dostupné z: doi:10.1086/318109

MARDEN, J.H, 2003. The surface-skimming hypothesis for the evolution of insect flight. *Acta Zoologica Cracoviensia*. roč. 46, s. 73–84.

MARDEN, James H., 2013a. Reanalysis and Experimental Evidence Indicate That the Earliest Trace Fossil of a Winged Insect Was a Surface-Skimming Neopteran. *Evolution* [online]. 1.1., roč. 67, č. 1, s. 274–280 [vid. 28. duben 2014]. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01743.x

MARDEN, James H., 2013b. Reply to “comment on Marden (2013) Regarding the Interpretation of the Earliest Trace Fossil of a Winged Insect”. *Evolution* [online]. 1.7., roč. 67, č. 7, s. 2150–2153 [vid. 28. duben 2014]. ISSN 1558-5646. Dostupné z: doi:10.1111/evo.12093

MARDEN, Jh a Mg KRAMER, 1994. Surface-Skimming Stoneflies - a Possible Intermediate Stage in Insect Flight Evolution. *Science* [online]. 21.10., roč. 266, č. 5184, s. 427–430. ISSN 0036-8075. Dostupné z: doi:10.1126/science.266.5184.427

MATSUDA, R., 1970. Morphology and Evolution of Insect Thorax. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. č. 76, s. 1–&. ISSN 0071-075X.

MATSUDA, R., 1981. The Origin of Insect Wings (arthropoda, Insecta). *International Journal of Insect Morphology & Embryology* [online]. roč. 10, č. 5-6, s. 387–398. ISSN 0020-7322. Dostupné z: doi:10.1016/0020-7322(81)90019-2

MÜLLER, Johann Friedrich Theodor, 1873. *Beiträge zur Kenntniss der Termiten*. B.m.: Jena Zeitschrift Naturwiss.

NIWA, Nao, Ai AKIMOTO-KATO, Teruyuki NIIMI, Koji TOJO, Ryuichiro MACHIDA a Shigeo HAYASHI, 2010. Evolutionary origin of the insect wing via integration of two developmental modules. *Evolution & Development* [online]. 4., roč. 12, č. 2, s. 168–176. ISSN 1520-541X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1525-142X.2010.00402.x

NULSEN, C. a L. M. NAGY, 1999. The role of wingless in the development of multibranching crustacean limbs. *Development Genes and Evolution* [online]. 1.5., roč. 209, č. 6, s. 340–348 [vid. 10. srpen 2014]. ISSN 0949-944X, 1432-041X. Dostupné z: doi:10.1007/s004270050262

OKEN, Lorenz, 1809. *Lehrbuch der naturphilosophie*. B.m.: F. Frommann.

PROKOP, Jakub, André NEL a Ivan HOCH, 2005. Discovery of the oldest known Pterygota in the Lower Carboniferous of the Upper Silesian Basin in the Czech Republic (Insecta: Archaeorthoptera). *Geobios* [online]. 5., roč. 38, č. 3, s. 383–387 [vid. 1. červen 2005]. ISSN 0016-6995. Dostupné z: doi:10.1016/j.geobios.2003.11.006

QUATE, Lw, 1962. Insects of Pacific and Antarctic Area. *Nature*. roč. 194, č. 4835, s. 1230–1230. ISSN 0028-0836.

RASNITSYN, Alexandr P., 2003. On the skimming hypothesis of the origin of insect flight. *Acta Zoologica Cracoviensia*. roč. 46, č. Supl.

RASNITSYN, Ap, 1981. A Modified Paranotal Theory of Insect Wing Origin. *Journal of Morphology* [online]. roč. 168, č. 3, s. 331–338. ISSN 0362-2525. Dostupné z: doi:10.1002/jmor.1051680309

REGAL, Philip J., 1977. Ecology and Evolution of Flowering Plant Dominance. *Science* [online]. 6.5., roč. 196, č. 4290, s. 622–629 [vid. 25. červenec 2014]. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.196.4290.622

REGIER, Jerome C., Jeffrey W. SHULTZ a Robert E. KAMBIC, 2004. Phylogeny of Basal Hexapod Lineages and Estimates of Divergence Times. *Annals of the Entomological Society of America* [online]. 1.5., roč. 97, č. 3, s. 411–419 [vid. 29. duben 2014]. ISSN 0013-8746. Dostupné z: doi:10.1603/0013-8746(2004)097[0411:POBHLA]2.0.CO;2

ROBERTSON, R. M., K. G. PEARSON a H. REICHERT, 1982. Flight Interneurons in the Locust and the Origin of Insect Wings. *Science* [online]. 9.7., roč. 217, č. 4555, s. 177–179

[vid. 6. srpen 2014]. ISSN 0036-8075, 1095-9203. Dostupné z: doi:10.1126/science.217.4555.177

SAMWAYS, M. J., 1996. Skimming and insect evolution. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 11., roč. 11, č. 11, s. 471–471. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(96)81156-6

STANICZEK, Arnold H., Pavel SROKA a Günter BECHLY, 2014. Neither silverfish nor fowl: the enigmatic Carboniferous Carbotriplura kukulovae Kluge, 1996 (Insecta: Carbotriplurida) is the putative fossil sister group of winged insects (Insecta: Pterygota). *Systematic Entomology* [online]. 1.5., s. n/a–n/a [vid. 2. srpen 2014]. ISSN 1365-3113. Dostupné z: doi:10.1111/syen.12076

TERRY, M. D. a M. F. WHITING, 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics* [online]. 6., roč. 21, č. 3, s. 240–257. ISSN 0748-3007. Dostupné z: doi:10.1111/j.1096-0031.2005.00062.x

THOMAS, Jessica A., John W. H. TRUEMAN, Andrew RAMBAUT a John J. WELCH, 2013. Relaxed Phylogenetics and the Palaeoptera Problem: Resolving Deep Ancestral Splits in the Insect Phylogeny. *Systematic Biology* [online]. 1.3., roč. 62, č. 2, s. 285–297 [vid. 29. červenec 2014]. ISSN 1063-5157, 1076-836X. Dostupné z: doi:10.1093/sysbio/sys093

THOMAS, Michael A., Kathleen A. WALSH, Melisande R. WOLF, Bruce A. MCPHERON a James H. MARDEN, 2000. Molecular phylogenetic analysis of evolutionary trends in stonefly wing structure and locomotor behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 21.11., roč. 97, č. 24, s. 13178–13183 [vid. 12. srpen 2014]. ISSN 0027-8424, 1091-6490. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.230296997

TOMS, Rb, 1986. Evolution of Insect Wings - Ensiferan (orthoptera) Wings Used Only for Communication. *South African Journal of Science*. 9., roč. 82, č. 9, s. 477–479. ISSN 0038-2353.

TRAUTWEIN, Michelle D., Brian M. WIEGMANN, Rolf BEUTEL, Karl M. KJER a David K. YEATES, 2012. Advances in Insect Phylogeny at the Dawn of the Postgenomic Era. *Annual Review of Entomology, Vol 57* [online]. roč. 57, s. 449–468. ISSN 0066-4170. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-ento-120710-100538

VOGEL, S., 2006. Living in a physical world VI. Gravity and life in the air. *Journal of Biosciences* [online]. 3., roč. 31, č. 1, s. 13–25. ISSN 0250-5991. Dostupné z: doi:10.1007/BF02705231

WARD, Peter, Conrad LABANDEIRA, Michel LAURIN a Robert A. BERNER, 2006. Confirmation of Romer's Gap as a low oxygen interval constraining the timing of initial arthropod and vertebrate terrestrialization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* [online]. 7.11., roč. 103, č. 45, s. 16818–16822. ISSN 0027-8424. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.0607824103

WASSERTHAL, Lt, 1975. Role of Butterfly Wings in Regulation of Body-Temperature. *Journal of Insect Physiology* [online]. roč. 21, č. 12, s. 1921–1930. ISSN 0022-1910. Dostupné z: doi:10.1016/0022-1910(75)90224-3

WEST-EBERHARD, M J, 1989. Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. roč. 20, č. 1, s. 249–278. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001341

WHALLEY, P. E. S., 1979. New species of Protorthoptera and Protodonata (Insecta) from the Upper Carboniferous of Britain, with a comment on the origin of wings. *Bulletin of The British Museum (Natural History) Geology*. roč. 32, s. 85–90. ISSN 0007-1471.

WHITING, M. F., J. C. CARPENTER, Q. D. WHEELER a W. C. WHEELER, 1997. The strepsiptera problem: Phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*. 3., roč. 46, č. 1, s. 1–68. ISSN 1063-5157.

WIGGLESWORTH, V. B., 1963. Origin of Wings in Insects. *Nature* [online]. 5.1., roč. 197, č. 4862, s. 97–98 [vid. 12. srpen 2014]. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/197097b0

WIGGLESWORTH, V. B., 1973. Evolution of Insect Wings and Flight. *Nature* [online]. 16.11., roč. 246, č. 5429, s. 127–129 [vid. 7. duben 2014]. Dostupné z: doi:10.1038/246127a0

WILL, Kipling W., James H. MARDEN a Melissa G. KRAMER, 1995. Plecopteran surface-skimming and insect flight evolution. *Science*. 8.12., roč. 270, č. 5242, s. 1684. ISSN 00368075.

WOOTTON, Robin J., 2001. *How Insect Wings Evolved*. 2001. B.m.: School of Biological Sciences, University of Exeter.

YANOVIK, Stephen P., Michael KASPARI a Robert DUDLEY, 2009. Gliding hexapods and the origins of insect aerial behaviour. *Biology Letters* [online]. 18.3., s. rsbl.2009.0029 [vid. 12. srpen 2014]. ISSN 1744-9561, 1744-957X. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2009.0029